意大利蝗不连续气体交换循环(DGC)呼吸周期历时对高温胁迫的响应

王冬梅[1,2,3], 李 爽[1,2,3], 张永军[1,2,3], Roman JASHENKO[4], 季 荣[1,2,3,*]

(1. 中亚区域跨境有害生物联合控制国际研究中心, 乌鲁木齐 830054; 2. 新疆特殊环境物种保护与调控生物学实验室, 乌鲁木齐 830054; 3. 新疆师范大学生命科学学院, 乌鲁木齐 830054; 4. 哈萨克斯坦共和国教育科学部动物研究所, 阿拉木图 050060, 哈萨克斯坦)

摘要:【目的】在前期研究高温胁迫下意大利蝗 *Calliptamus italicus* 呼吸代谢的变化特征基础上,为探明相关变化机制,本研究进一步从不连续气体交换循环(DGC)呼吸周期历时阐明其对高温胁迫的响应机制。【方法】以源自新疆伊犁察布查尔蝗区野生种群的意大利蝗成虫为材料,应用多通道昆虫呼吸仪测定意大利蝗 DGC 暴发间期、暴发期和呼吸周期三者历时随温度变化(21 ~42℃区间,3℃温度梯度)的响应特征。【结果】雌雄意大利蝗 DGC 呼吸周期中暴发间期历时随温度升高而缩短,21℃时暴发间期历时最长,雌雄分别为 7.29 ±0.31 和 7.05 ±0.37 min,与 24,27,30 和 33℃差异不显著(P >0.05),超过 33℃后迅速缩短;至 39℃时最短,雌雄分别为 0.42 ±0.01 和 0.70 ±0.03 min,与其他温度下的历时差异显著(P <0.05)。暴发期历时亦随温度升高而缩短,21 和 39℃时,雌虫暴发期历时分别达到最长和最短,依次为 1.55 ±0.14 和 0.45 ±0.01 min,与其他温度下的历时差异显著(P <0.05);24 和 39℃时,雄虫暴发期历时分别达到最长和最短,依次为 1.61 ±0.10 和 0.68 ±0.02 min,与其他温度下的历时差异显著(P <0.05)。随温度升高,意大利蝗 DGC 呼吸周期历时呈减少趋势,且主要由暴发间期历时减少所致。21 ~33℃范围内,每升高 3℃雌雄虫暴发间期历时分别平均减少 0.174 和 0.121 min,DGC 呼吸频率增幅一致,均为 0.0022 Hz,不同温度间差异不显著(P >0.05);超过 33℃后,每升高 3℃雌雄虫暴发间期历时分别平均减少 2.197 和 2.189 min,DGC 呼吸频率分别增加 0.0120 和 0.0085 Hz,不同温度间差异显著(P <0.05);39℃时暴发间期历时接近零,42℃时 DGC 呼吸模式消失。【结论】随温度升高,意大利蝗呈现出 O_2 吸收量和 CO_2 释放量增加的变化特征,这是通过减少暴发间期历时和增加 DGC 呼吸频率等机制而实现的。

关键词: 意大利蝗; 不连续气体交换循环; 暴发间期历时; DGC 呼吸频率; 高温胁迫

中图分类号: Q968 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2016)05-516-07

Response of the discontinuous gas exchange cycle (DGC) duration in *Calliptamus italicus* (Orthoptera: Acrididae) to high temperature stress

WANG Dong-Mei[1,2,3], LI Shuang[1,2,3], ZHANG Yong-Jun[1,2,3], Roman JASHENKO[4], JI Rong[1,2,3,*] (1. International Cooperative Research Center for Cross-border Pest Management in Central Asia, Urumqi 830054, China; 2. Key Laboratory of Conservation Biology and Management for Xinjiang Special Species, Urumqi 830054, China; 3. College of Life Sciences, Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, China; 4. Institute of Zoology, Ministry of Education and Sciences of the Republic of Kazakhstan, Almaty 050060, Kazakhstan)

Abstract:【Aim】Based on our previous studies of the effects of high temperature stress on the respiratory

---

基金项目: 国际科技合作专项(2015DFR30290); 国家自然科学基金项目(U1120301); 自治区教育厅普通本科高等学校重点实验室项目; 新疆师范大学研究生科技创新项目

作者简介: 王冬梅, 女, 1991 年 1 月生, 甘肃武威人, 硕士研究生, 研究方向为生物灾害生态学, E-mail: wdmxj118@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: jirong@xjnu.edu.cn

收稿日期 Received: 2016-01-07; 接受日期 Accepted: 2016-04-02

metabolism of *Calliptamus italicus*, this study aims to determine the response of the discontinuous gas exchange cycle (DGC) duration in *C. italicus* to high temperature stress. 【Methods】We examined the interburst duration, burst duration and DGC duration of *C. italicus* adults by using Sable Systems in the temperature range from 21 to 42℃ at 3℃ intervals. 【Results】The interburst and burst durations decreased as the temperature went up. The interburst duration did not significantly change at temperatures lower than 33℃ ($P > 0.05$), whereas it rapidly shortened at temperatures over 33℃ and was significantly shorter at 39℃ than at other temperatures ($P < 0.05$). The burst duration was the longest at 21℃ and the shortest at 39℃ for females, whereas it was the longest at 24℃ and the shortest at 39℃ for males. The DGC duration decreased and the DGC frequency increased as the temperature went up. The interburst durations from 21 to 33℃ were not significantly different ($P > 0.05$) between females and males, decreasing by 0.174 and 0.121 min per 3℃, respectively. The DGC frequency changes for females and males were similar at temperatures lower than 33℃, increasing by 0.0022 Hz per 3℃. Interburst durations significantly decreased at temperatures over 33℃ for females and males by 2.197 and 2.189 min per 3℃, respectively, but the DGC frequency increased by 0.0120 and 0.0085 Hz per 3℃, respectively. The interburst duration was close to zero at 39℃, and the DGC breathing pattern completely disappeared at 42℃. 【Conclusion】With temperature rising, both the O_2 uptake rate and CO_2 release rate increase in *C. italicus*, which is realized by decreasing the DGC duration and increasing the DGC frequency.

Key words: *Calliptamus italicus*; discontinuous gas exchange cycle (DGC); interburst duration; DGC frequency; high temperature stress

昆虫不连续气体交换循环(discontinuous gas exchange cycle, DGC)呼吸模式是指虫体借助气门规则周期性地吸入 O_2 和释放 CO_2(Hamiton, 1964; Bartholomew *et al*., 1985; Hadley and Quinlan, 1993; Davis *et al*., 1999; Duncan *et al*., 2002)。根据气门开闭状况,将一个完整的 DGC 呼吸周期分为关闭、颤动和开放 3 个阶段(Schimpf *et al*., 2009; Contreras and Bradley, 2010)。气门关闭阶段,虫体与外界气体交换量接近零,气管中的 O_2 被输送到虫体各个组织供细胞呼吸,气管壁氧分压(PO_2)下降;当 PO_2 下降到一定值时,气门微弱开启和关闭,外界 O_2 进入虫体,气管中极少量的 CO_2 释放,即气门颤动阶段(Hetz and Bradley, 2005; Chown *et al*., 2006);气管中 CO_2 浓度不断升高,气管壁压力(PCO_2)持续增加,当达到一定值时,触发气门打开,大量的 CO_2 释放,即气门开放阶段。由于仅根据 O_2 吸入量和 CO_2 释放量很难将气门关闭与颤动阶段明显区分,通常将两者统称为暴发间期(interburst phase),气门开放阶段则称为暴发期(burst phase),即一个 DGC 呼吸周期包括暴发间期和暴发期(Chappell and Rogowitz, 2000; 姚青等, 2006)。研究报道,昆虫处于静息状态下才表现出 DGC 呼吸模式,目前已证实鳞翅目(Kanwisher, 1966)、鞘翅目(Lighton, 1991)、双翅目(Lighton *et al*., 1993a, 1993b)、直翅目(Hadley and Quinlan, 1993)和膜翅目(Duncan and Lighton, 1998)的部分昆虫采取这种特殊的 DGC 呼吸模式。截至目前,尚无充足的证据证明昆虫表现 DGC 呼吸模式是长期适应进化的结果(Contreras *et al*., 2014),但适应进化与 DGC 呼吸模式之间的关系一直是昆虫遗传学和生理学领域关注的热点问题(Contreras and Bradley, 2011; Schimpf *et al*., 2013)。

昆虫是变温动物,温度不仅影响其发育速率和体重(赵忠伟等, 2013),而且对其生理生化物质和呼吸代谢产生影响(戈峰, 1991; 王冬梅等, 2014; 李爽等, 2015),同时是影响昆虫 DGC 呼吸模式的主要环境因素(Chappell and Rogowitz ,2000; Contreras and Bradley, 2010)。相比较而言,低温环境下昆虫完成 DGC 呼吸周期的历时长,随温度升高,历时缩短,DGC 呼吸频率增加;当超过一定温度后,DGC 呼吸模式消失,CO_2 由周期性释放变成随机性连续释放(continuous gas exchange cycle, CGC)(姚青和沈佐锐, 2005; Contreras and Bradley, 2010)。研究报道,长红锥蝽 *Rhodnius prolixus* 在 15℃时的 DGC 呼吸周期历时是 25℃的 3 倍,35℃时,60%以上的试虫不表现 DGC 呼吸模式;马达加斯加发声大蠊 *Gromphadorhina portentosa* 10℃时的 DGC 呼吸周期历时是 20℃时的 2 倍,30℃时 DGC

呼吸模式消失(Contreras and Bradley, 2010);东方小翅蜢 *Romalea guttata* 的 DGC 呼吸周期历时从15℃的56.3 min 减少到25℃的24.9 min,30℃时DGC 呼吸模式消失,虫体开始随机地连续释放 CO_2(Hadley and Quinlan, 1993);美洲大蠊 *Periplaneta americana* 的 DGC 呼吸周期历时由11℃的35.8 min减少到21℃的12.6 min(姚青和沈佐锐, 2005);木蚁 *Camponotus vicinus* 的 DGC 呼吸周期历时从15℃的7.4 min 减少到35℃的0.74 min(Lighton, 1988)。研究证明,多种害虫采取 DGC 呼吸模式(Lighton and Fielden, 1995),因此,分析温度对害虫DGC 呼吸周期历时的影响,掌握其变化规律,为揭示气候变暖条件下害虫适应的呼吸代谢机制提供科学依据。

意大利蝗 *Calliptamus italicus* L. 属直翅目(Orthoptera)斑腿蝗科(Acridoidea),是新疆荒漠、半荒漠草原的优势危害种,每年造成严重的经济、社会和生态损失(王冬梅等, 2014)。前期研究表明,意大利蝗在20~30℃范围内的呼吸代谢变化平缓,超过35℃后 O_2 吸收率、CO_2 释放率和代谢率显著增加(王冬梅等, 2014),为阐明高温胁迫下意大利蝗呼吸代谢变化机制,本研究进一步探讨了意大利蝗DGC 呼吸周期历时应对高温胁迫的响应变化。

1 材料与方法

1.1 试虫采集

意大利蝗成虫于2014年7月上旬采自新疆伊犁察布查尔蝗区(43°45′N, 81°7′E)野生种群,带回实验室后于室外自然条件下置于养虫笼内用新鲜玉米苗和小麦苗饲喂,以确保蝗虫处于健康良好的发育状态。养虫笼大小为40 cm×40 cm×50 cm,笼内饲养密度平均为40头。

1.2 试虫处理和参数测定

在前期研究结果的基础上,本试验以3℃为间隔,从21, 24, 27, 30, 33, 36, 39 至42℃共设置8个温度梯度。为避免体重对试验结果的影响,选取健康且体重相近的个体(♀:1.015~1.025 g, ♂:0.380~0.390 g),称重后小心放入多通道昆虫呼吸测量仪(Sable Sys. Int. Inc, USA)的呼吸室内,并将呼吸室放入预先设置好所需温度的水浴锅内(HH-S2,金坛市医疗仪器厂),用黑布罩住水浴锅,以确保试虫处于静息状态。

每个处理温度测定150 min,其中前30 min 用于试虫适应环境,120 min 用于数据测量和分析。根据意大利蝗个体大小和其所处状态,调整进气流速为70~100 mL/min。数据自动记录到 ExpeData 程序软件中。采用 $CaSO_4$ 干燥剂除去从空气中进入到多通道昆虫呼吸测量仪中的水气。每个温度处理成虫16头(♀:♂ =1:1),重复3次。

1.3 数据处理

数据分析采用 SPSS17.0 软件,采用单因素方差(One-way ANOVA)分析,结合最小显著差异法(LSD),分析不同温度处理下意大利蝗的代谢率(mL CO_2/g · min)、DGC 呼吸模式不同阶段历时(min)及周期历时(min)的差异显著性($P<0.05$)。同一温度下雌雄意大利蝗差异采用独立样本 T 检验分析差异显著性($P<0.05$)。

2 结果

2.1 不同温度处理下意大利蝗 DGC 呼吸周期中暴发间期历时的变化

图1结果表明,不同温度下雌雄意大利蝗 DGC 呼吸周期中暴发间期历时差异显著(♀: $F_{6,332}$ = 131.134, $P<0.001$; ♂: $F_{6,278}$ = 143.189, $P<0.001$)。随温度升高,暴发间期历时逐渐缩短。21℃时的历时最长,雌雄虫分别为7.29±0.31 和7.05±0.37 min,与24, 27, 30 和33℃时的暴发间期历时无显著差异($P>0.05$),但与36和39℃时的暴发间期历时差异显著($P<0.05$);39℃时雌雄虫暴发间期历时最短,仅为0.42±0.01 和0.70±0.03 min,与其他温度下的历时差异显著($P<0.05$);当温度升至42℃,历时为零,DGC 呼吸模式消失,转变为连续气体交换呼吸模式。

21~36℃范围内,雌雄意大利蝗 DGC 呼吸周期中暴发间期历时无显著差异($P>0.05$),39℃时,雌虫暴发间期历时显著短于雄虫($P<0.05$)。

2.2 不同温度处理下意大利蝗 DGC 呼吸周期中暴发期历时的变化

由图2可看出,意大利蝗 DGC 呼吸周期中暴发期历时随温度升高而逐渐缩短(♀: $F_{6,332}$ =23.514, $P<0.001$; ♂: $F_{6,278}$ =28.32, $P<0.001$)。21 和39℃时雌虫气门开放阶段历时分别达到最长和最短,依次为1.55±0.14 和0.45±0.01 min,与其他温度下的历时差异显著($P<0.05$);24 和39℃时雄虫的历时分别达到最长和最短,依次为1.61±0.10 和0.68±0.02 min,与其他温度下的历时差异显著

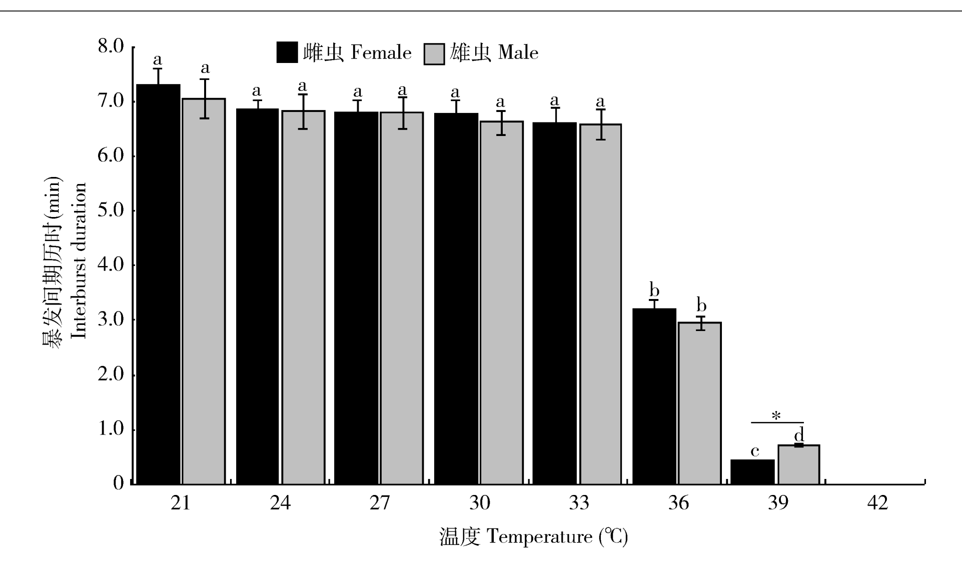


图1　不同温度下意大利蝗 DGC 呼吸周期中暴发间期历时变化

Fig. 1　Changes in the interburst duration of *Calliptamus italicus* during DGC cycle at different temperatures

图中数据为平均值±标准误，同一组数据上方标有不同字母表示温度间存在显著差异(LSD 检验，$P<0.05$)；星号表示同一温度下雌雄之间存在显著差异(独立样本 T 检验，$P<0.05$)；下图同。Data are presented as mean ± *SE*, and different small letters above bars indicate significant difference among different temperatures (LSD test, $P<0.05$). The asterisk indicates significant difference between females and males exposed to the same temperatures in *C. italicus* (independent-sample T test, $P<0.05$). The same for the following figures.

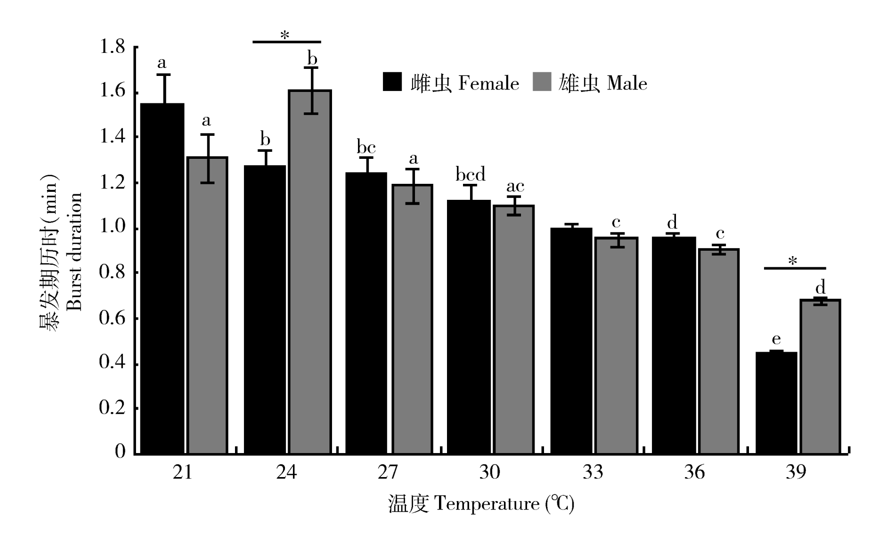


图2　不同温度下意大利蝗 DGC 呼吸周期中暴发期历时变化

Fig. 2　Changes in the burst duration of *Calliptamus italicus* during DGC cycle at different temperatures

($P<0.05$)；42℃时意大利蝗 DGC 呼吸模式消失。24 和 39℃时雌雄意大利蝗暴发期历时之间差异显著($P<0.05$)，其他温度下差异不显著($P>0.05$)。

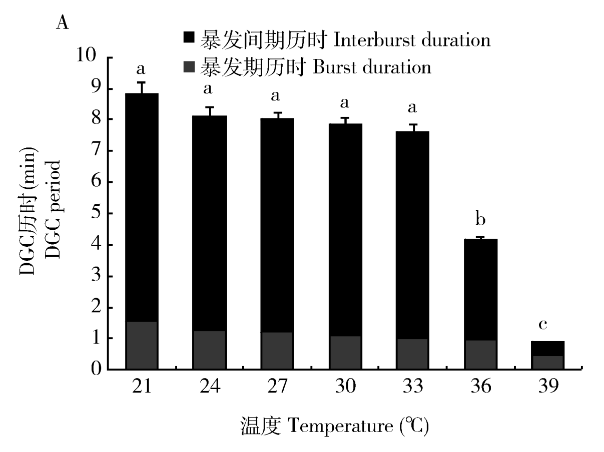
2.3　不同温度处理下意大利蝗 DGC 呼吸周期历时的变化

DGC 呼吸周期历时指暴发间期和暴发期历时之和。由图3(A)看出，不同温度下，雌虫暴发间期历时平均占整个 DGC 呼吸周期历时的 78.50%，随温度升高，暴发间期和暴发期历时均减少，但每升高 3℃暴发间期历时平均减少 1.06 min，36℃时减幅最大，为 3.39 min；暴发期历时则每升高 3℃平均减少 0.22 min，39℃时减幅最大，为 0.51 min。表明随温度升高 DGC 呼吸周期历时减少主要由暴发间期历时减少所致。

雄虫表现出相同的变化趋势(图3：B)，不同温度下，雄虫暴发间期历时平均占整个 DGC 呼吸周期历时的 78.69%，随温度升高，暴发间期历时减少，且每升高 3℃平均减少 1.04 min，36℃时减幅最大，为 3.62 min；暴发期历时在 24℃时先有所增加，随后开始缓慢减少，每升高 3℃平均减少 0.17 min，27℃时减幅最大，为 0.42 min。

频率是指单位时间内完成 DGC 呼吸周期循环

的次数,即每秒的周期次数。随温度升高,意大利蝗 DGC 呼吸周期历时缩短(♀:$F_{6,332}$ = 1 032.282, P < 0.001; ♂:$F_{6,278}$ = 1 214.577, P < 0.001),DGC 呼吸频率增加(表 1)。21℃时 DGC 呼吸频率最小,雌雄分别为 0.00199 ± 0.00008 和 0.00212 ± 0.00010 Hz,21 ~ 33℃范围内 DGC 呼吸频率变化缓慢,差异不显著(P > 0.05);超过 33℃后,DGC 呼吸频率增加至 39℃时最大,雌雄分别为 0.01960 ± 0.00044 和 0.01245 ± 0.00032 Hz,且与其他温度间的差异显著(P < 0.05)。



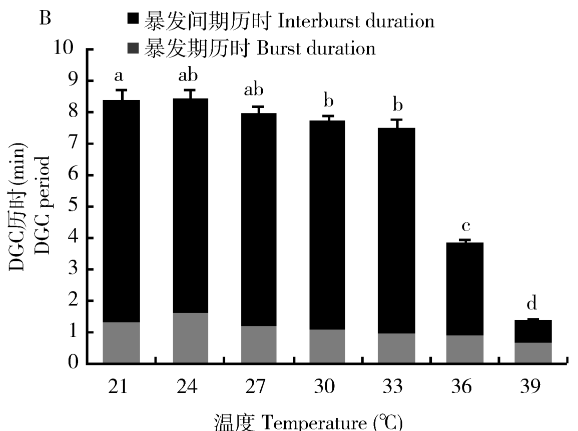


图 3 不同温度下意大利蝗雌(A)、雄(B)成虫 DGC 呼吸周期历时变化

Fig. 3 Changes in the DGC duration of female (A) and male adults (B) of *Calliptamus italicus* at different temperatures

表 1 不同温度处理下意大利蝗 DGC 呼吸频率的变化

Table 1 Changes in DGC frequency of *Calliptamus italicus* at different temperatures

温度(℃) Temperature	DGC 呼吸频率 DGC frequency (Hz)	
	♀	♂
21	0.00199 ± 0.00008 a	0.00212 ± 0.00010 a
24	0.00213 ± 0.00006 a	0.00212 ± 0.00009 a
27	0.00220 ± 0.00008 a	0.00217 ± 0.00008 a
30	0.00222 ± 0.00008 a	0.00225 ± 0.00008 a
33	0.00242 ± 0.00016 a	0.00233 ± 0.00013 a
36	0.00440 ± 0.00016 b	0.00456 ± 0.00014 b
39	0.01960 ± 0.00044 c	0.01245 ± 0.00032 d

表中数据均为平均值 ± 标准误;同列数据后不同字母代表差异显著(LSD 检验, P < 0.05)。Data in the table are mean ± *SE*. Different letters following the data in the same column represent significant difference (LSD test, P < 0.05).

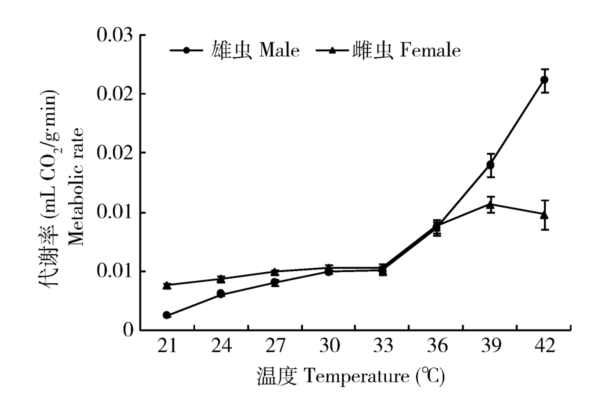


图 4 不同温度下意大利蝗代谢率变化

Fig. 4 Changes in the metabolic rate of *Calliptamus italicus* at different temperatures

2.4 不同温度处理下意大利蝗代谢率变化及与 DGC 不同阶段历时的关系

代谢率是指单位时间内单位体重的 CO_2 释放量。图 4 表明,不超过 39℃时,雌雄意大利蝗的代谢率都呈现出随温度升高而增加的趋势(♀:$F_{7,131}$ = 30.083, P < 0.001; ♂:$F_{7,115}$ = 141.381, P < 0.001)。21℃时代谢率最低,雌雄虫分别为 0.0038 ± 0.0002 和 0.0013 ± 0.0001 mLCO_2/g · min;在 21 ~ 33℃范围内,雌虫代谢率缓慢增加,不同温度间无显著差异(P > 0.05);36 ~ 39℃范围内,代谢率快速增加,不同温度间差异显著(P < 0.05);雌虫代谢率在 39℃时最大,为 0.0107 ± 0.0007 mL CO_2/g · min,42℃时代谢率下降,与 39℃间差异不显著(P > 0.05);雄虫代谢率在 42℃时最大,为 0.0212 ± 0.0010 mL CO_2/g · min,显著大于其他温度(P < 0.05)。21 ~ 36℃范围内,雄虫的代谢率低于雌虫,其中 21 ~ 27℃范围内,雌雄代谢率差异显著(P < 0.01),30 ~ 36℃范围内则差异不显著(P > 0.05);超过 36℃后雄虫的代谢率显著高于雌虫(P < 0.05)。通过统计函数 CORREL 得出,雌雄意大利蝗代谢率与温度呈正相关,相关系数分别为 0.9224 和 0.9072。

进一步分析不同温度范围区间代谢率与暴发间期和暴发期历时的关系。21 ~ 33℃范围内,雌虫代谢率与暴发间期历时、暴发期历时均呈负相关,相关系数分别为 −0.912 (P = 0.031) 和 −0.942 (P =

0.017），雄虫代谢率与暴发间期历时呈明显的负相关（-0.981，$P=0.003$），与暴发期历时无相关（-0.640，$P=0.245$）；33～39℃，雌雄虫代谢率与暴发间期历时、暴发期历时均无相关性（雌虫：-0.994，$P=0.068$；-0.816，$P=0.392$；雄虫：-0.970，$P=0.156$，-0.964，$P=0.171$）。

3　讨论

昆虫的呼吸模式包括不连续气体交换循环和连续气体交换循环两种（Hamiton，1964；Bartholomew *et al.*，1985；Lighton，1991；Hadley and Quinlan，1993；Davis *et al.*，1999；Duncan *et al.*，2002）。温度是影响昆虫呼吸代谢最重要的环境因子之一，随温度升高，各阶段历时减少，DGC 呼吸频率和代谢率增加，直到 DGC 呼吸模式消失（Chappell and Rogowitz，2000；Contreras and Bradley，2010）。本研究亦得出相似的结论，21℃时意大利蝗 DGC 呼吸周期历时是 39℃时的 8.09 倍，呼吸频率则是 39℃时的 0.14 倍，雌雄代谢率分别是 39℃时的 35.65% 和 9.09%。

前期研究得出，20～30℃范围内意大利蝗的 O_2 吸收率、CO_2 释放率和代谢率变化平缓，超过 35℃，各项指标值显著增加，呼吸代谢强度增强（王冬梅等，2014），本研究结果进一步阐明了变化机理。21～33℃范围内，暴发间期历时较长，表明气门长时间处于关闭状态，导致进入虫体内的 O_2 少，O_2 吸收率和 CO_2 释放率较低；超过 33℃后，暴发间期历时明显减少，暴发期历时则缓慢减少，表明气门开放时间长，DGC 呼吸频率显著增加，导致进入虫体内的 O_2 大幅度增加，虫体 O_2 吸收率和 CO_2 释放率明显增加，呼吸代谢水平随之增强，以满足虫体高代谢率的需要。研究表明，不同温度区间意大利蝗代谢率与暴发间期和暴发期历时之间的相关程度不同。21～33℃范围内，雌虫代谢率与暴发间期和暴发期历时之间均呈负相关，雄虫代谢率与暴发间期历时呈负相关，而与暴发期历时不相关；33～39℃范围，雌雄虫与暴发间期和暴发期历时之间均无相关性。这可能是因为在适宜温度范围内（21～33℃），呼吸代谢平稳，DGC 呼吸频率增加缓慢，气门开放和关闭主要受虫体气管自身内外压调节，因而，气体交换量与暴发间期和暴发期的历时有相关性；超过 33℃后，意大利蝗呼吸代谢受到胁迫，代谢水平增强，DGC 呼吸频率加快，虫体气体交换与气门开、闭的同步性被破坏。

当昆虫遇到逆境时为使机体最大程度处于协调状态，各种生理机能会迅速做出响应，如呼吸率增强等（陈爱端等，2010）。本研究结果显示，不超过 36℃时，意大利蝗雌虫的代谢率大于雄虫，分析这可能与体重有关，意大利蝗雌虫体重平均是雄虫的 2 倍以上，而耗氧量随体重的增加而上升（戈峰，1991）；超过 36℃，雄虫的代谢率显著大于雌虫，这可能与雌虫有更强的高温耐受能力有关，这与李爽等（2015）对意大利蝗雌雄生理生化对高温胁迫响应的研究结果一致。

昆虫采取 DGC 呼吸模式的机制研究已逐渐成为研究热点，目前已提出 4 种假说，包括：（1）相对于 CGC 呼吸模式，因 DGC 呼吸模式气门关闭时间长，可有效阻止体内水分散失，有利于昆虫适应干旱环境，即保水假说（Chappell and Rogowitz，2000；Matthews and White，2012；Jõgar *et al.*，2014）；（2）部分土壤昆虫为适应高 CO_2 浓度和低氧环境采取 DCG 呼吸模式（Marais *et al.*，2005；Contreras and Bradley，2011），气门关闭时间长，即暴发间期历时长，可有效阻止外界高浓度的 CO_2 进入体内；（3）昆虫 DGC 呼吸模式依次经过关闭阶段和颤动阶段后可快速降低气管壁的氧分压（PO_2）和组织内的氧气浓度，以避免有机体自身氧中毒现象发生（Hetz and Bradley，2005）；（4）昆虫处于低代谢率状态时，DGC 呼吸模式明显，随代谢率增加，气体交换量随之增大，暴发间期历时缩短，气门关闭时间减少，DGC 呼吸频率增加，当代谢率增加至一定值时，DGC 呼吸模式转变为 CGC 呼吸模式（Contreras and Bradley，2010；Contreras *et al.*，2014；Jõgar *et al.*，2014），即代谢率假说。本研究表明，意大利蝗代谢率较低时，DGC 呼吸模式更为明显，当温度升高至 42℃时，DGC 呼吸模式消失，但此温度下虫体生命活动与呼吸代谢正常，存活率达到 86.67% 以上（未发表数据），表明意大利蝗采取 DGC 呼吸模式更符合保水假说和代谢率假说。

意大利蝗采取 DGC 呼吸模式是其有效阻止体内水分散失的策略之一，有利于适应新疆荒漠半荒漠环境，但随温度升高，意大利蝗 DGC 呼吸周期中暴发间期历时缩短，DGC 呼吸频率增加，这又必将导致呼吸失水增加。因此，意大利蝗是如何调节 DGC 呼吸频率增加与失水减少之间的矛盾及随温度升高呼吸散失水分的动态变化过程仍需要进一步研究。

参考文献(References)

Bartholomew GA, Light JRB, Louw GN, 1985. Energetics of locomotion and patterns of respiration in tenebrionid beetles from the Namib Desert. *J. Comp. Physiol. B*, 155(2): 155 – 162.

Chappell MA, Rogowitz GL, 2000. Mass, temperature and metabolic effects on discontinuous gas exchange cycles in *Eucalyptus*-boring beetles (Coleoptera: Cerambycidae). *J. Exp. Biol*., 203: 3809 – 3820.

Chen AD, Li KB, Yi J, Cao YZ, 2010. Effects of insecticide and oxygen variation on respiratory metabolism in insects. In: Wu KM ed. Public Plant Protection and Green Prevention (2010 Annual Meeting of China Society of Plant Protection). China Agriculture Scientech Press, Beijing. 702 – 704. [陈爱端, 李克斌, 尹姣, 曹雅忠, 2010. 杀虫剂和氧气浓度对昆虫呼吸代谢的影响. 见: 吴孔明主编. 公共植保与绿色防控(中国植物保护学会 2010 年学术年会). 北京: 中国农业科学技术出版社. 702 – 704]

Chown SL, Gibbs AG, Hetz SK, Klok CJ, Lighton JRB, Marais E, 2006. Discontinuous gas exchange in insects: a clarification of hypotheses and approaches. *Physiol. Biochem. Zool*., 79(2): 333 – 343.

Contreras HL, Bradley TJ, 2010. Transitions in insect respiratory patterns are controlled by changes in metabolic rate. *J. Exp. Biol*., 213: 522 – 528.

Contreras HL, Bradley TJ, 2011. The effect of ambient humidity and metabolic rate on the gas-exchange pattern of the semi-aquatic insect *Aquarius remigis*. *J. Exp. Biol*., 214: 1086 – 1091.

Contreras HL, Heinrich EC, Bradley TJ, 2014. Hypotheses regarding the discontinuous gas exchange cycle (DGC) of insects. *Curr. Opin. Insect Sci*., 4:48 – 53.

Davis ALV, Chown SL, Scholtz CH, 1999. Discontinuous gas-exchange cycles in *Scarabaeus* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): mass scaling and temperature dependence. *Physiol. Biochem. Zool*., 72(5): 555 – 565.

Duncan FD, Krasnov B, McMaster M, 2002. Metabolic rate and respiratory gas-exchange patterns in tenebrionid beetles from the Negev Highlands, Israel. *J. Exp. Biol*., 205: 791 – 798.

Duncan FD, Lighton JRB, 1998. Discontinuous ventilation and energetics of locomotion in the desert-dwelling female mutillid wasp *Dasymutilla gloriosa*. *Physiol. Entomol*., 22(4): 310 – 315 ·

Ge F, 1991. Factors that affect the respiratory metabolism of insects. *Entomological Knowledge*, 28(5): 319 – 321. [戈峰, 1991. 影响昆虫呼吸代谢的因素. 昆虫知识, 28(5): 319 – 321]

Hadley NF, Quinlan MC, 1993. Discontinuous carbon dioxide release in the eastern lubber grasshopper *Romalea guttata* and its effect on respiratory transpiration. *J. Exp. Biol*., 177: 169 – 180.

Hamiton AG, 1964. The occurrence of periodic or continuous discharge of carbon dioxide by male desert locusts (*Schistocerca gregaria* Forskal) measured by an infra-red gas analyzer. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci*., 160: 373 – 395.

Hetz SK, Bradley TJ, 2005. Insects breathe discontinuously to avoid oxygen toxicity. *Nature*, 433: 516 – 519.

Jõgar K, Kuusik A, Metspalu L, Williams IH, Ploomi A, Hiiesaar K, Luik A, Kivimägi I, Mänd M, 2014. The length of discontinuous gas exchange cycles in lepidopteran pupae may serve as a mechanism for natural selection. *Physiol. Entomol*., 39(4): 322 – 330.

Kanwisher JW, 1966. Tracheal gas dynamics in pupae of the *Cecropia* silkworm. *Biol. Bull*., 130: 96 – 105.

Li S, Wang DM, Li J, Hu HX, Ji R, 2015. Differences in heat tolerance and physio-biochemical mechanisms between adult female and male *Calliptamus italicus* (Orthopera: Acrididae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(4): 960 – 967. [李爽, 王冬梅, 李娟, 扈鸿霞, 季荣, 2015. 雌雄意大利蝗耐高温差异及其生理生化响应对策. 应用昆虫学报, 52(4): 960 – 967]

Lighton JRB, 1988. Discontinuous CO_2 emission in a small insect, the formicine ant *Camponotus vicinus*. *J. Exp. Biol*., 134: 363 – 376.

Lighton JRB, 1991. Ventilation in Namib Desert tenebrionid beetles: mass scaling, and evidence of a novel quantized flutter phase. *J. Exp. Biol*., 159: 249 – 268.

Lighton JRB, Fielden LJ, 1995. Mass scaling of standard metabolism in ticks: valid case of low metabolic rates in sit and wait strategists. *Physiol. Zool*., 68(1): 43 – 62.

Lighton JRB, Fukushi T, Wehner R, 1993a. Ventilation in *Cataglyphis bicolor*: regulation of carbon dioxide release from the thoracic and abdominal spiracles. *J. Insect Physiol*., 196: 687 – 699.

Lighton JRB, Wehner R, 1993b. Ventilation and respiratory metabolism in the thermophilic desert ant, *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae). *J. Comp. Physiol. B*, 163(1): 11 – 17.

Marais E, Klok CJ, Terblanche JS, Chown SL, 2005. Insect gas exchange patterns: a phylogenetic perspective. *J. Exp. Biol*., 208: 4495 – 4507.

Matthews PGD, White CR, 2012. Discontinuous gas exchange, water loss, and metabolism in *Protaetia cretica* (Cetoniinae, Scarabaeidae). *Physiol. Biochem. Zool*., 85(2): 174 – 182.

Schimpf NG, Matthews PGD, White CR, 2013. Discontinuous gas exchange exhibition is a heritable trait in speckled cockroaches *Nauphoeta cinerea*. *J. Evol. Biol*., 26: 1588 – 1597.

Schimpf NG, Matthews PGD, Wilson RS, White CR, 2009. Cockroaches breathe discontinuously to reduce respiratory water loss. *J. Exp. Biol*., 212: 2773 – 2780.

Wang DM, Li J, Li S, Hu HX, Ji R, 2014. Effects of temperature on the respiratory metabolism of *Calliptamus italicus* (Orthoptera: Acrididae). *Acta Entomologica Sinica*, 57(3): 373 – 378. [王冬梅, 李娟, 李爽, 扈鸿霞, 季荣, 2014. 温度对意大利蝗呼吸代谢的影响. 昆虫学报, 57(3): 373 – 378]

Yao Q, Shen ZR, 2005. Discontinuous gas exchange in insects. *Acta Entomologica Sinica*, 48(2): 273 – 278. [姚青, 沈佐锐, 2005. 昆虫不连续气体交换. 昆虫学报, 48(2): 273 – 278]

Yao Q, Zhao RQ, Shen ZR, 2006. Characteristic analysis of respiratory signals in four species of cockroaches. *Acta Entomologica Sinica*, 49(1): 154 – 159. [姚青, 赵若琼, 沈佐锐, 2006. 四种蜚蠊的呼吸信号特征比较. 昆虫学报, 49(1): 154 – 159]

Zhao ZW, Zhang YC, Cao GC, Zhang ZH, 2013. Influence of temperature on the development of *Calliptamus italicus*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(2): 466 – 473. [赵忠伟, 张英财, 曹广春, 张泽华, 2013. 温度对意大利蝗生长发育的影响. 应用昆虫学报, 50(2): 466 – 473]

(责任编辑: 赵利辉)